



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Tese de doutorado

*Estruturação funcional e filogenética das assembleias de borboletas frugívoras
ao longo de gradientes florestais na Amazônia brasileira*

RICARDO LUÍS SPANIOL

Porto Alegre, maio de 2019

Estruturação funcional e filogenética das assembleias de borboletas frugívoras ao longo de gradientes florestais na Amazônia brasileira

Ricardo Luís Spaniol

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências com ênfase em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Milton de Souza Mendonça Jr.

Coorientador: Prof. Dr. Cristiano Agra Iserhard

Comissão Examinadora

Prof^ª. Dra. Marina do Vale Beirão (UFOP)

Prof^ª. Dra. Luciana Regina Podgaiski (UFRGS)

Prof. Dr. Vanderlei Julio Debastiani (UFRGS)

Porto Alegre, maio de 2019

CIP - Catalogação na Publicação

Spaniol, Ricardo Luís
Estruturação funcional e filogenética das
assembleias de borboletas frugívoras ao longo de
gradientes florestais na Amazônia brasileira / Ricardo
Luís Spaniol. -- 2019.
115 f.
Orientador: Milton de Souza Mendonça Jr..

Coorientador: Cristiano Agra Iserhard.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio
Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de
Pós-Graduação em Ecologia, Porto Alegre, BR-RS, 2019.

1. Borboletas frugívoras. 2. Floresta Amazônica. 3.
Ecologia funcional. 4. Ecologia filogenética. 5.
Coloração animal. I. de Souza Mendonça Jr., Milton,
orient. II. Agra Iserhard, Cristiano, coorient. III.
Título.

AGRADECIMENTOS

Os quatro anos de doutorado podem ser definidos para mim como o período de maior amadurecimento pessoal e profissional. Junto a pessoas incríveis e com bastante trabalho, foi possível viabilizar planos que sequer cogitava ao ingressar no PPG em Ecologia/UFRGS. As inesquecíveis expedições na floresta amazônica, do período memorável na Inglaterra, as várias passagens pela Floresta Nacional de São Francisco de Paula... e acabei trilhando um percurso infinitamente melhor às expectativas iniciais e das incertezas que um aluno têm ao ingressar na pós-graduação. Muito disso se deve por escolhas acertadas, orientações inspiradoras, e principalmente pela liberdade em poder desenvolver a tese de um jeito próprio, deixando a minha marca como pesquisador.

-Por isso devo em primeiro lugar, um agradecimento especial aos meus orientadores. Tenho o Prof. Milton como uma referência de pessoa e profissional. Em cada uma de nossas conversas me abastecia de empolgação, e retornava ao laboratório motivado e seguro de que eu estava na direção certa. E esse é um dos papéis mais brilhantes que um grande orientador pode ter! O Prof. Cristiano, por sua vez, foi o primeiro a embarcar nessa experiência única que é conhecer a Amazônia. Esteve presente do começo ao fim, e tenho um grande apreço pela sua parceria e amizade. “Me segue por aqui!” Obrigado Mestres, por essa jornada!

Também fica meu agradecimento especial para várias pessoas e instituições que contribuíram e me acompanharam nos últimos quatro anos:

-Ao Leandro Duarte, por me apresentar a ecologia filogenética.

-À Sandra Hartz, pelo incentivo em levar adiante meu trabalho sobre coloração animal.

-Ao Martin Stevens, que me guiou no fantástico universo da coloração animal.

-À todos os ajudantes de campo que estiveram comigo na Amazônia, e também aos que me auxiliaram no trabalho de laboratório.

-Aos colegas e amigos com quem tive o prazer de conviver no Laboratório de Ecologia de Interações/UFRGS.

-Ao programa de pós-graduação em Ecologia pelas oportunidades e pelo meu crescimento profissional, e à Capes pela bolsa de doutorado.

-Ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais/PDBFF e ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/INPA, através do Programa PDBFF de Auxílio-Pesquisa Thomas Lovejoy pelo auxílio no financiamento e suporte logístico nos trabalhos de campo.

-À Universidade de Exeter e ao Sensory Ecology and Evolution Laboratory por me acolher durante um importante período na Inglaterra.

-Conheci pessoas incríveis em uma cidade agradável que é Porto Alegre. Muitas delas também vindas de longe, e com isso criamos um vínculo muito mais próximo nesta nossa segunda casa. Meu grande abraço ao Gabriel Nakamura, Lucas Porto, Maico Fiedler e Pedro Nitschke. Tenho certeza que todos lembram das pedaladas na orla do Guaíba, dos botecos na Cidade Baixa, do futebol nas quartas e dos incontáveis cafés no laboratórios. E um agradecimento muito especial à Paula Pereyra pela paciência, carinho e parceria nessa reta final do doutorado.

-Meu agradecimento especial aos meus pais, Élio e Lourdes, e às minhas irmãs, Nayara e Graciela, pelo constante incentivo e confiança durante toda minha trajetória acadêmica. Ficam as boas lembranças da minha avó Theresia, grande pessoa com quem pude compartilhar as experiências amazônicas e de um doutorado, mas que infelizmente não pôde ver o resultado final dessa aventura.

Escrever essa tese foi incrível, divertido e prazeroso. É assim que a ciência e a vida acadêmica devem ser!

SUMÁRIO

RESUMO	8
ABSTRACT	10
INTRODUÇÃO GERAL.....	16
A floresta amazônica e suas principais ameaças	16
Por que borboletas frugívoras?.....	18
A ecologia funcional e filogenética.....	20
A Coloração animal.....	21
Objetivos da tese	23
Referências	24
 CONCLUSÕES	 113
Referências	115

RESUMO

As diferentes estratégias de adaptação e sobrevivência das borboletas proporcionam um verdadeiro repertório de cores, formas, tamanhos e comportamentos ocorrendo na natureza. Conceitualmente, estas estratégias são definidas como atributos funcionais. A performance dos atributos permite que as espécies possam ocorrer em diferentes combinações de condições ecológicas, ou ainda restringe sua ocupação para habitats específicos. Muitas vezes estes padrões funcionais se misturam com a história evolutiva compartilhada entre as espécies, indo além da relação atributo-ambiente. Por isso, a ecologia funcional e filogenética combinadas são fundamentais para uma compreensão robusta sobre a distribuição das espécies em escalas espaciais e temporais. No capítulo I da tese apresentamos um uma seleção de atributos funcionais em borboletas frugívoras, incentivando sua aplicação em estudos ao longo de gradientes florestais. Detalhamos a importância da avaliação de quatro grandes categorias de atributos: performance de voo, estratégias de defesa, atributos ecofisiológicos e percepção do habitat. Derivamos ainda uma série de hipóteses sobre como seria a relação destes atributos com diferentes cenários ambientais. Já no capítulo II aplicamos o protocolo proposto no capítulo anterior, descrevendo a estruturação funcional de borboletas frugívoras em gradientes de fragmentação e sucessão florestal na Amazônia. Observamos a participação do componente filogenético na composição de espécies e de atributos. A filogenia se mostrou importante ao longo do gradiente de sucessão florestal, e quando controlado seu efeito, identificamos atributos relacionados à performance de voo e estratégias de defesa conduzindo a estruturação das assembleias de borboletas. As diferentes estratégias de defesa manifestadas através das cores motivou no capítulo III, um estudo sobre os efeitos das perturbações florestais na coloração das borboletas. Através da degradação e perda da floresta Amazônica, foram identificadas importantes mudanças na composição das cores nas assembleias. Enquanto a camuflagem se mostra como uma das principais estratégias de defesa, os indivíduos mais

coloridos estão entre os primeiros a se extinguir localmente devido a conversão e perda de habitats florestais na Amazônia.

Palavras-chave: Atributos, coloração, filogenia, floresta tropical, fragmentação florestal, habitat, sucessão florestal.

ABSTRACT

The diversity of strategies for butterfly adaptation and survival provides an extraordinary repertoire of colours, shapes, sizes and behaviours present in Nature. Conceptually, these strategies are defined as functional traits. Trait performance allows species to occur under a range of ecological conditions, or even constrain their occupation to specific habitats. These functional patterns are often linked with the evolutionary history shared by species, extending beyond a trait-environment relationship. Therefore, combining both functional and phylogenetic ecology provides a deeper understanding of species distribution from spatial and temporal viewpoints. In chapter I, we review functional traits for fruit-feeding butterflies, encouraging its wide application in studies across forest gradients. This article details the importance of evaluating four major trait categories: flight performance, defense strategies, ecophysiological traits and habitat perception. We also derived expected results for a wide application of these traits in butterfly studies, with emphasis on different environmental scenarios. In Chapter II, we tested several functional traits proposed in the previous study, and from those, we disentangled community structuring of fruit-feeding butterflies along forest fragmentation and succession gradients in the Amazon. We also described the effects of phylogeny in functional and species composition. Phylogeny was important for the successional gradient, and with its effects controlled, we identified traits related to flight performance and defense strategies leading to the structuring of butterfly assemblages. The defense strategies manifested through colours motivated a new study (Chapter III) on the effects of forest disturbances on the colouring of butterflies. Through the degradation and loss of the Amazon rainforest, important changes in colour composition were identified. Whereas camouflage appears as the main anti-predatory strategy, the most colourful butterflies are among the first to be extinguished locally due to the conversion and loss of forest habitats in the Amazon Rainforest.

Keywords: Colouration, forest fragmentation, forest succession, habitat, phylogeny, species traits, tropical forest.

INTRODUÇÃO GERAL

Apresentação

Ao longo do meu doutorado, investiguei sobre a estrutura funcional e filogenética de borboletas frugívoras na Floresta Amazônica. As borboletas são um bom modelo de estudo, associado a um bioma altamente ameaçado pelas rápidas transformações antrópicas que avançam na região centro-oeste e norte do Brasil. A degradação das florestas tropicais revela consequências ecológicas muitas vezes ignoradas do ponto de vista da conservação e restauração ambiental, mas que são fundamentais para acessar a real dimensão dos efeitos históricos pregressos, atuais e futuros sobre um dos maiores refúgios de biodiversidade no planeta. Ao longo dos três capítulos desta tese busquei compreender os atributos funcionais e a história evolutiva compartilhada entre as espécies de borboletas envolvidos nos processos ecológicos em ecossistemas florestais. A tese foi estruturada em três partes: I) no primeiro capítulo é fornecido ao leitor uma visão sobre atributos funcionais em borboletas frugívoras que podem ser acessados para tentar compreender as adaptações das espécies aos ambientes florestais; II) no segundo capítulo estes atributos são testados em cenários reais de gradientes de fragmentação e sucessão, e III) no terceiro capítulo avançamos no estudo da coloração animal, investigando como a degradação da floresta amazônica afeta as cores das borboletas em suas diferentes estratégias ecológicas. A seguir é apresentada uma breve revisão dos principais tópicos que guiam a construção dos três capítulos, e como estes foram motivados ao longo do doutorado.

A floresta amazônica e suas principais ameaças

A floresta amazônica é mundialmente conhecida pela sua biodiversidade singular e incomparável com qualquer outra região do planeta (Silva et al., 2005). Sua extensão continental ocupa aproximadamente 7 milhões de hectares, sendo capaz de regular processos

climáticos e ciclos biogeoquímicos em escalas biogeográficas que vão muito além dos limites da floresta (Werth & Avissar, 2002; Nobre et al., 2016). A floresta realiza importantes serviços ecossistêmicos, como por exemplo a emissão e concentração de 20% do oxigênio e da água doce do planeta, do sequestro de carbono com efeitos globais, e por produzir 10% da biomassa terrestre (Malhi et al., 2008). Mesmo com incertezas nas estimativas, a região amazônica parece abrigar cerca de 20% da fauna global, números que devem ser ainda superiores pela própria velocidade com que novas espécies são anualmente descritas (WWF, 2017).

Atualmente mais de 30 milhões de pessoas (incluindo povos nativos) vivem na região, e se abastecem direta ou indiretamente dos recursos florestais disponíveis. Como consequência da presença humana, em torno de 20% da floresta já foi convertida, e está prestes a atingir um limiar a partir do qual a floresta amazônica pode passar por mudanças irreversíveis (Lovejoy & Nobre, 2018). Quando os índices atuais de desmatamento são comparados com dados históricos monitorados desde o final dos anos 80, há uma importante redução da sua dimensão (INPE, 2019). Mas, isso não necessariamente significa que hoje existe um melhor controle através de políticas públicas, uma vez que a perda florestal na região amazônica voltou a crescer em 2018, e tem avançado em Unidades de Conservação e terras indígenas. Atualmente, os maiores índices de desmatamento neste bioma se concentram no arco da fronteira agrícola, principalmente nos estados brasileiros de Mato Grosso e Pará (INPE, 2019). Este panorama demonstra a necessidade de grandes mudanças nas práticas de exploração e uso dos recursos florestais para alcançar níveis satisfatórios, e um esforço ainda maior para conseguir recuperar outros milhares de hectares de áreas degradadas (Chazdon, 2003).

Isso torna a Amazônia um espaço ideal e simultaneamente urgente do ponto de vista da conservação para o estudo das respostas dos organismos às mudanças ambientais (Mesquita et al., 2015). Mudanças de uso do solo na região podem levar a trajetórias distintas da fauna e flora, através da fragmentação e perda de habitats florestais, e do abandono e sucessão da

vegetação em áreas degradadas (Bierregaard et al., 1992). Ao mesmo tempo em que o mundo testemunha avanços preocupantes nos índices de desmatamento na Amazônia e de outras importantes florestas tropicais (Souza et al., 2013), está ocorrendo uma extinção em massa de espécies ao redor do planeta (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). As consequências imediatas das transformações florestais nem sempre são evidentes, e demandam um acompanhamento detalhado das respostas ecológicas e evolutivas de diferentes espécies (Caro et al., 2017). Mas, antes disso, precisamos conhecer a origem das mudanças ambientais, e como essas alterações podem atuar sobre os organismos de um lugar ou região.

Com o propósito de investigar as consequências do desmatamento e da fragmentação florestal na Amazônia, foi criado no final dos anos 70 o Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais – PDBFF (Biereegaard et al., 1992). Uma inédita parceria entre governo brasileiro, pecuaristas e pesquisadores viabilizou nas últimas quatro décadas o mais longo experimento em atividade no mundo sobre o tema. Inicialmente, foram realizados recortes de fragmentos florestais de diferentes tamanhos, que se mantiveram isolados por uma matriz de pastagens (Laurance et al., 2018). Já nos anos 90, uma crise na economia brasileira levou ao fim dos incentivos governamentais aos fazendeiros, o que provocou o abandono geral de extensas áreas de terra. A partir de então a floresta vem se regenerando nas áreas de matriz, o que tem proporcionado um “laboratório de estudos” sobre a sucessão florestal. É neste cenário que os artigos desta tese são realizados, e tem a Amazônia Central como referência para entender o impacto humano na região.

Por que borboletas frugívoras?

Assim como muitos insetos, as borboletas desempenham papéis ecológicos centrais na natureza (Freitas & Marini-Filho, 2011). Elas são essenciais para a manutenção da integridade de ecossistemas terrestres. Sua afinidade com as comunidades vegetais desde os estágios

imaturos levaram a co-evolução de complexas redes de interações, estratégias voltadas à dispersão, e uma grande diversidade de comportamentos de defesa e reprodução (Briolat et al., 2018). Diante disso as borboletas manifestam rápidas respostas às variações nas características dos habitats, tornando-as um excelente modelo de estudo para acompanhar as mudanças ambientais (Brown et al., 2005).

Evolutivamente as borboletas são classificadas em seis grandes famílias, e com base nas características alimentares são separadas em duas guildas: nectarívora e frugívora. As borboletas frugívoras pertencem à família Nymphalidae, e são agrupadas em quatro subfamílias: Charaxinae, Biblidinae, Satyrinae, e algumas poucas tribos dentro de Nymphalinae (Wahlberg et al., 2009). A vantagem de trabalhar com essa guilda é seu fácil monitoramento na natureza, que pode ser realizado simultaneamente em diferentes locais ou regiões através de metodologias padronizadas. O uso de armadilhas com iscas atrativas, por exemplo, é um método de coleta de baixo custo e que é amplamente usado para estudar sistemas florestais ao redor do mundo (Freitas et al., 2014). Este método pode ser combinado com capturas ativas através de puçá entomológico, complementando a representatividade de borboletas (Checa et al., 2018).

Usando estes métodos de coleta, mais de 450 espécies de borboletas foram registradas nas áreas de estudo do PDBFF entre os anos de 1980 a 1995 (Brown & Hutchings, 1997). Esses dados dimensionam a grande diversidade de Lepidoptera que é abrigada na Amazônia, e o tamanho do desafio dos pesquisadores para compreender a estruturação destas comunidades tão diversas. Nos diferentes ambientes que formam o mosaico florestal que é a Amazônia, a diversidade fenotípica das borboletas pode ser uma consequência da seleção de atributos que maximizam a performance sob determinada combinação de condições locais (Börschig et al., 2013). Interações ecológicas e estratégias de vida bem integradas a certos habitats podem não mostrar a mesma aptidão em outros ambientes distintos (Caro et al., 2017),

sobretudo quando há rápidas transformações. Portanto, é provável que regiões florestais sob fortes pressões antrópicas e aceleradas mudanças em suas características físicas e biológicas estejam sendo predominantemente ocupados por espécies com características funcionais e história filogenética particulares a estes, o que demonstra a importância de avançarmos em estudos de diversidade que abarquem estes aspectos avançados - ecologia funcional e filogenética - para borboletas em ambientes como a Amazônia

A ecologia funcional e filogenética

Uma compreensão precisa das causas que levam à acelerada perda de espécies dificilmente seria alcançada sem uma extensa análise das características individuais (de Bello et al., 2010; Moretti et al., 2017). Enquanto muitos táxons apresentam grande sensibilidade às mudanças ambientais, alguns se mostram pouco afetados e passam a predominar nestes novos cenários do Antropoceno (Dirzo et al., 2014). Essa sensibilidade deve se dar principalmente pelas características funcionais dos organismos. Por isso, para entender estas diferentes performances requer-se a avaliação de atributos que atuam nas estratégias ecológicas e evolutivas (de Bello et al., 2010), através de experimentos e monitoramentos.

A ecologia funcional é uma disciplina que surgiu nos últimos anos e vem complementando trabalhos tradicionais na ecologia. Como ferramenta, ela propõe a avaliação das características (atributos) dos organismos, que refletem sua história evolutiva e sua resposta ao ambiente (Pillar & Duarte, 2010). Em invertebrados, por exemplo, os atributos podem ser relativos à morfologia, fisiologia, comportamento ou o uso do habitat (Violle et al., 2007, Podgaiski et al., 2011), e influenciam a habilidade competitiva, a coexistência, ciclagem de nutrientes e resistência a perturbações (Cianciaruso et al., 2009). Estas características tendem a ser moldadas de acordo com o ambiente que uma espécie ocupa, através da ação de filtros ambientais, e pela interação com outros organismos (e.g. competição, mutualismo),

estruturando as comunidades com base na convergência e divergência nos padrões funcionais (McGill et al., 2006).

No entanto, muitos padrões funcionais encontrados na natureza podem ser resultado não somente de processos ecológicos, mas também de eventos evolutivos (Pavoine et al., 2014). Espécies mais próximas filogeneticamente tendem a ter respostas ecológicas mais similares entre si do que entre linhagens evolutivamente mais distantes, podendo também compartilhar de atributos funcionais mais semelhantes (sinal filogenético no atributo) (Losos, 2008; Münkemüller et al., 2012). As comunidades, portanto, podem ser compostas por linhagens que compartilham da mesma história evolutiva (Gerhold et al., 2015). Quando isso acontece (presença de sinal filogenético no atributo e na composição das comunidades), os padrões funcionais se misturam aos efeitos da filogenia, e podem ser interpretados separadamente para descrever a relação de um atributo com o ambiente (de Bello et al., 2015; Duarte et al., 2018). Por isso, a ecologia funcional e filogenética combinadas podem ser considerados ótimas descritoras para explicar a distribuição dos organismos ao longo de gradientes ambientais.

A Coloração animal

A coloração animal é um atributo-chave em diversas situações ecológicas, e se revela através de estratégias variadas capazes de contribuir na sobrevivência e reprodução dos organismos (Stevens, 2016). As cores manifestadas por um indivíduo podem servir tanto como um meio de comunicação ao propagar sinais visuais, ou ainda contribuir na termorregulação mediante absorção ou deflexão do calor radiante (Kingsolver, 1985; Cuthill et al., 2017; Briolat et al., 2018). No caso da comunicação, são identificadas tanto estratégias intraespecíficas que agem principalmente na seleção sexual, quanto sinais interespecíficos envolvendo sobretudo estratégias anti-predatórias (Endler, 1978; Kemp, 2007).

Diferentes estratégias anti-predatórias podem ser identificadas em animais, incluindo as borboletas, que manifestam um amplo repertório em seus padrões de cores junto a uma grande variedade de ambientes. As borboletas são talvez os insetos com mais óbvias funções para as cores visíveis, tendo em vista a estrutura da asa com ampla área e o hábito diurno. Dentre seus padrões de coloração, a camuflagem atua como um meio de dificultar a detecção da presa, através de cores e contrastes que a confundem com seu ambiente (Cuthill et al., 2017). De maneira oposta, o aposematismo é capaz de evitar ataques de predadores com a manifestação de cores conspícuas, geralmente advertindo a presença de alguma qualidade ou característica desvantajosa (Briolat et al., 2018). Padrões aposemáticos também podem levar a formação de padrões miméticos comuns, quando duas ou mais espécies passam a compartilhar características fenotípicas (Mallet & Gilbert, 1995). Além destes, muitas borboletas contam com “ocelos” em suas asas, através de desenhos circulares capazes de simular olhos de vertebrados, intimidando potenciais predadores e reduzindo seus ataques, ou ainda desviando-os para partes não vitais como as extremidades das asas (Stevens, 2005).

Diante de todas essas manifestações fenotípicas conhecidas, a mensuração objetiva das cores vem sendo aperfeiçoada e aplicada em estudos ecológicos. Atualmente existem diversos métodos e ferramentas que permitem acessar diferentes variáveis da coloração a partir do uso de fotografias digitais (Stevens et al., 2007, Troscianko & Stevens, 2015). Com isso fascinantes estudos ecológicos, como a famosa espécie de mariposa de Manchester (*Biston betularia*) pós revolução industrial na Inglaterra (Walton & Stevens, 2018), e a diversidade de cores de animais e plantas descritas por importantes naturalistas (Dalrymple et al., 2015) tem sido resgatados e testados a partir de métodos atuais.

Mediante as transformações antrópicas recentes das características dos habitats nos trópicos, o sucesso adaptativo das borboletas através dos seus padrões de cores é colocado à prova. Estudos históricos e contemporâneos apontam que padrões fenotípicos menos

integrados às novas condições locais tem sua frequência reduzida, enquanto que outros aumentam nos novos ambientes antropizados (Endler, 1993; Walton & Stevens, 2018). O mesmo pode ser estendido para a perda de habitats e regeneração florestal - dois gradientes ambientais cada vez mais frequentes e que se espalham ao longo da paisagem amazônica (Arroyo-Rodríguez et al. 2017). Os efeitos de ambos podem ser quantificados a partir da resposta das borboletas através de suas cores, o que significa uma perspectiva inédita do ponto de vista da conservação biológica.

Objetivos da tese

Esta tese teve como objetivo principal descrever as diferentes adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais de borboletas frugívoras ao longo de gradientes de fragmentação e sucessão florestal na Amazônia brasileira. Os três manuscritos apresentados fazem parte de uma construção sequencial de ideias, que criaram forma na medida em que novos resultados foram alcançados, e estimulavam novas observações e perguntas. Por isso, nos objetivos específicos buscamos: i) avaliar quais atributos funcionais poderiam estar atuando diretamente na estruturação das assembleias de borboletas frugívoras ao longo de gradientes florestais; ii) verificar qual a participação do componente filogenético nos padrões funcionais e na composição de espécies durante a regeneração natural da floresta, e em relação ao tamanho de fragmentos florestais remanescentes e de floresta contínua; e iii) analisar se atributos relacionados à coloração podem ser bons preditores da resposta das borboletas à degradação florestal na Amazônia.

Para responder a estes objetivos foi necessária, primeiro, uma ampla busca de trabalhos sobre a história natural de borboletas realizados nas últimas décadas. A compilação destas informações permitiu reunir uma lista de atributos funcionais que pudessem ser facilmente avaliados na natureza, e respondessem objetivamente para ajudar a entender a distribuição das

espécies sob diferentes condições ambientais. Essa questão conduziu o estudo seguinte, onde além de apontar quais atributos em borboletas maximizaram a relação espécie-ambiente, foi visto se estes estão realmente associados com os diferentes cenários ecológicos (gradientes florestais) ou simplesmente com as relações de parentesco entre as espécies. Baseado nestes resultados, e principalmente na relação dos atributos de cores com os ambientes, foi conduzida uma investigação mais aprofundada sobre a coloração das borboletas e a performance das várias estratégias anti-predatórias que derivam dos padrões fenotípicos. Este último capítulo reuniu uma série de abordagens incluindo diferentes categorias de cores em nível de indivíduo. Somados estes esforços, apresentamos uma nova visão sobre a relação das borboletas e sistemas florestais, incluindo a presença humana nas paisagens atuais.

Referências

- Arroyo-Rodríguez, V., F.P.L. Melo, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, R.L. Chazdon, J.A. Meave, N. Norden, B.A. Santos, I.R. Leal, & M. Tabarelli. (2017) Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, **92**, 326–340.
- Börschig, C., A.M. Klein, H. von Wehrden, & J. Krauss. (2013) Traits of butterfly communities change from specialist to generalist characteristics with increasing land-use intensity. *Basic and Applied Ecology*, **14**, 547–554.
- Briolat, E.S., E.R. Burdfield-steel, S.C. Paul, H.R. Katja, B.M. Seymoure, T. Stankowich, & A.M.M. Stuckert. (2018) Diversity in warning coloration: selective paradox or the norm? *Biological Reviews*, 1–27.
- Brown, K.S. (2005) Geologic, evolutionary, and ecological bases of the diversification of neotropical butterflies: implications for conservation, pp. 166–201. *In* C.W. Dick and G.

- Moritz (eds.), Tropical rainforest: past, present, and future. The University of Chicago Press, Chicago, LA.
- Caro, T., M.C. Stoddard, D. Stuart-fox, (2017) Animal coloration research : why it matters. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **372**: 20170047.
- Checa, M.F., D.A. Donoso, J. Rodriguez, E. Levy, A. Warren, & K. Willmott. (2018) Combining sampling techniques aids monitoring of tropical butterflies. *Insect Conservation and Diversity*, doi: 10.1111/icad.12328
- Cienciaruso, M.V., I.A. Silva, & M. A. Batalha. (2010) Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, **9**, 93–103.
- Cuthill, I.C., W.L. Allen, K. Arbuckle, B. Caspers, G. Chaplin, M.E. Hauber, G.E. Hill, N.G. Jablonski, C.D. Jiggins, A. Kelber, J. Mappes, J. Marshall, R. Merrill, D. Osorio, R. Prum, N.W. Roberts, A. Roulin, H.M. Rowland, T.N. Sherratt, J. Skelhorn, M.P. Speed, M. Stevens, M.C. Stoddard, D. Stuart-Fox, L. Talas, E. Tibbetts, & T. Caro. (2017) The biology of color. *Science*, **357**: eaan0221.
- Dalrymple, R.L., D.J. Kemp, H. Flores-Moreno, S.W. Laffan, T.E. White, F.A. Hemmings, M. L. Tindall, & A.T. Moles. (2015) Birds, butterflies and flowers in the tropics are not more colourful than those at higher latitudes. *Global Ecology and Biogeography*, **24**, 1424–1432.
- de Bello, F., M.P. Berg, A.T.C. Dias, J.A.F. Diniz-Filho, L. Götzenberger, J. Hortal, R.J. Ladle, & J. Lepš. (2015) On the need for phylogenetic ‘corrections’ in functional trait-based approaches. *Folia Geobotanica*, **50**, 349–357.
- de Bello, F., S. Lavorel, S. Díaz, R. Harrington, J.H.C. Cornelissen, R.D. Bardgett, M.P. Berg, P. Cipriotti, C.K. Feld, D. Hering, P.M. da Silva, S.G. Potts, L. Sandin, J.P. Sousa, J. Storkey, D.A. Wardle, & P.A. Harrison. (2010) Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, **19**,

2873–2893.

- Duarte, L.D.S., V.J. Debastiani, M.B. Carlucci, & J.A.F. Diniz-Filho. (2018) Analyzing community-weighted trait means across environmental gradients: should phylogeny stay or should it go? *Ecology*, **99**, 385–398.
- Endler, J.A. (1978) A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology*, **11**, 319–364.
- Endler, J.A. (1993) The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*, **63**, 1–27.
- Freitas, A.V.L. & Marini-Filho, O.J. (2011) Plano de ação nacional para a conservação dos lepidópteros ameaçados de extinção. ICMBio & MMA, Brasília.
- Gerhold, P., J.F.C. Jr, M. Winter, I.V. Bartish, & A. Prinzing. (2015) Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, **29**, 600–614.
- Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais - INPE (2018) Disponível em: <www.obt.inpe.br/prodes> Acessado em: 18/03/2019.
- Jennings, E., R. Dirzo, H.S. Young, M. Galetti, N.J.B. Isaac, & B. Collen. (2005) Defaunation in the Anthropocene. *Science*, **345**, 401–406.
- Kemp, D.J. (2007) Female butterflies prefer males bearing bright iridescent ornamentation. *Proceedings-Biological sciences / The Royal Society*, **274**, 1043–1047.
- Laurance, W.F., J.L.C. Camargo, P.M. Fearnside, T.E. Lovejoy, G.B. Williamson, R.C.G. Mesquita, C.F.J. Meyer, P.E.D. Bobrowiec, & S.G.W. Laurance. (2018) An Amazonian rainforest and its fragments as a laboratory of global change. *Biological Reviews*, **93**, 223–247.
- Losos, J.B. (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology*

- letters*, **11**, 995–1003.
- Lovejoy, T.E., & C. Nobre. 2018. Amazon Tipping Point. *Science Advances*, **4**:eaat2340.
- Malhi, Y., J.T. Roberts, R.A. Betts, T.J. Killeen, W. Li, & C.A. Nobre. (2008) Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, **319**, 169–172.
- Mallet, J. & Gilbert, L.E. (1995) Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behavior and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, **55**, 159–180.
- McGill, B.J., B.J. Enquist, E. Weiher, & M. Westoby. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 178–185.
- Mesquita, R.D.C.G., P.E.D.S. Massoca, C.C. Jakovac, T.V. Bentos, & G.B. Williamson. (2015) Amazon Rain Forest Succession: Stochasticity or Land-Use Legacy? *BioScience*, **65**, 849–861.
- Moretti, M., A.T.C. Dias, F. de Bello, F. Altermatt, S.L. Chown, F. M. Azcárate, J.R. Bell, B. Fournier, M. Hedde, J. Hortal, S. Ibanez, E. Öckinger, J.P. Sousa, J. Ellers, & M.P. Berg. (2017) Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, **31**, 558–567.
- Münkemüller, T., S. Lavergne, B. Bzeznik, S. Dray, T. Jombart, K. Schiffers, & W. Thuiller. (2012) How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 743–756.
- Nobre, C.A., G. Sampaio, L.S. Borma, J.C. Castilla-Rubio, J.S. Silva, & M. Cardoso. (2016) Land-use and climate change risks in the Amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**, 10759–10768.
- Pavoine, S., M. Baguette, V.M. Stevens, M.A. Leibold, C. Turlure, & M.B. Bonsall. (2014) Life history traits, but not phylogeny, drive compositional patterns in a butterfly

- metacommunity. *Ecology*, **95**, 3304–3313.
- Pillar, V.D., & L.D.S. Duarte. (2010) A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters*, **13**, 587–596.
- Podgaiski, L.R., M.S. Mendonça Jr., & V.D. Pillar. (2011) O uso de atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: O que, como e por quê? *Oecologia Australis*, **15**, 835–853.
- Chazdon, R.L. (2003) Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **6**, 51–71.
- Sánchez-Bayo, F., & K.A.G. Wyckhuys. (2019) Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, **232**, 8–27.
- Silva, J.M.C., Rylands, A.B. & Fonseca, G.A.B. (2005) The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology*, **19**, 689–694.
- Souza, C.M., J.V. Siqueira, M.H. Sales, A.V. Fonseca, J.G. Ribeiro, I. Numata, M.A. Cochrane, C.P. Barber, D.A. Roberts, & J. Barlow. (2013) Ten-year landsat classification of deforestation and forest degradation in the brazilian amazon. *Remote Sensing*, **5**, 5493–5513.
- Stevens, M. (2005) The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews*, **80**, 573–588.
- Stevens, M., C. Parraga, I.C. Cuthill, J.C. Partridge, & T.S. Troscianko. (2007) Using digital photography to study animal coloration. *Biological Journal of the Linnean Society*, **90**, 211–237.
- Troscianko, J., & M. Stevens. (2015) Image calibration and analysis toolbox - a free software suite for objectively measuring reflectance, colour and pattern. *Methods in Ecology and Evolution*, **6**, 1320–1331.
- Violle, C., M.L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, & E. Garnier. (2007) Let

the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.

Wahlberg, N., J. Leneveu, U. Kodandaramaiah, C. Pena, S. Nylin, A.V.L. Freitas, & A.V.Z.

Brower. (2009) Nymphalid butterflies diversify following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 4295–4302.

Walton, O.C. & Stevens, M. (2018) Avian vision models and field experiments determine the survival value of peppered moth camouflage. *Communication Biology*, **1**, 118.

Werth, D. & Avissar, R. (2002) The local and global effects of Amazon deforestation. *Journal of Geophysical Research*, **107**, 8087-8095.

World Wide Fund for Nature - WWF. (2017) Disponível em: <<https://www.wwf.org.br/>>

Acessado em: 18/03/2019.

CONCLUSÕES

O primeiro capítulo da tese permite uma maior padronização no estudo da ecologia funcional em borboletas frugívoras junto a sistemas florestais. A compilação de atributos-chave (e.g. Moretti et al. 2017) e seu acompanhamento na natureza é um requisito básico para compreender as diferentes adaptações e estratégias de vida das espécies, e com isso a distribuição dos organismos através do espaço e do tempo. Além de propor uma lista de atributos, o manuscrito deriva uma série de hipóteses ecológicas testáveis sob o ponto de vista da relação atributo-ambiente em diferentes cenários florestais.

Essa é a questão abordada no segundo capítulo, onde atributos de dispersão (comprimento do corpo e largura torácica) e de defesa (camuflagem) aparecem entre as principais estratégias das borboletas para contornar os efeitos das mudanças ambientais na Amazônia. Borboletas providas de um corpo menor e com musculatura torácica robusta seriam capazes de realizar voos acelerados e por distâncias maiores, características predominantes em áreas que estão em fase de sucessão inicial. A associação dos indivíduos maiores ao interior da floresta contínua os coloca entre os potencialmente mais afetados pelas consequências ecológicas do desmatamento (Shahabuddin & Ponte, 2005). A camuflagem, outra estratégia que parece predominar em áreas recentemente perturbadas, pode ser capaz de minimizar a exposição dos indivíduos em locais abertos. A conspicuidade parece não ser uma estratégia eficiente em ambientes florestais modificados pela atividade humana, talvez porque a propagação dos sinais visuais e a cadeia de predadores também se altera. Indivíduos maiores e providos de cores que contrastam com o substrato em que vivem, portanto, estão entre os primeiros a se extinguir localmente mediante o desmatamento na Amazônia.

Assim como os atributos funcionais, o componente filogenético indica que a estruturação das comunidades de borboletas está relacionada com a história evolutiva das linhagens. Ao longo da sucessão florestal, espécies evolutivamente mais próximas têm

respostas mais similares aos ambientes, tanto em termos de composição de espécies nas comunidades como na similaridade funcional entre elas (Duarte et al., 2018). Cada uma das linhagens de borboletas se restringe a um ou poucos tipos de ambientes, gerando os padrões filogenéticos. O gradiente de fragmentação florestal através do tamanho de habitat têm efeitos reduzidos sobre a estrutura filogenética de borboletas (Pavoine et al., 2015). Isso parece acontecer, sobretudo, quando há uma matriz florestal bem desenvolvida conectando as manchas florestais. Nestas situações pode haver uma maior movimentação de indivíduos entre fragmentos, incluindo diferentes espécies e com atributos diversos. Assim, o tamanho do habitat florestal deixa de ser uma característica limitante para a performance de voo, requisitos reprodutivos ou interações bióticas e abióticas, e os efeitos negativos da fragmentação são amenizados.

Estimulado pelos resultados sobre o atributo de camuflagem, o terceiro capítulo aprofundou a compreensão das consequências da degradação florestal e do desmatamento sobre a coloração das borboletas (e.g. Delhey & Peters, 2016). Indivíduos com padrões crípticos/melânicos parecem não ser exclusivos de áreas em sucessão inicial, mas também estão presentes em grande número em regiões cobertas por florestas secundárias e contínua. No entanto, a intensidade das cores (saturação) é perdida mediante a remoção da cobertura florestal, o que explica uma assembleia de borboletas visualmente menos conspícua. A própria diversidade de cores também é reduzida, em um processo que denominamos aqui de “descoloração” da fauna. A boa notícia em termos de conservação é que estes cenários podem ser revertidos quando se permite a regeneração da floresta, sobretudo com o abastecimento de espécies animais e vegetais a partir de regiões preservadas no entorno.

Este trabalho trouxe um panorama atual dos desafios e ameaças que as florestas tropicais no mundo todo, e em especial a Amazônia, podem estar enfrentando. Através das múltiplas dimensões da diversidade que foram estudadas, compreendemos em vários aspectos

sobre como as borboletas estão respondendo às pressões antrópicas em sistemas florestais. Essa visão de um momento recente, por sua vez, deixa de considerar os efeitos históricos de décadas atrás e que podem estar contribuindo para os padrões funcionais e filogenéticos que enxergamos. Considerando que a região de estudo integra o mais longo experimento no mundo sobre fragmentação e degradação florestal, um passo seguinte seria integrar todas as informações históricas sobre borboletas dos últimos 40 anos do PDBFF – e existentes em coleções científicas e registros nos principais acervos de pesquisa do Brasil. Este resgate ampliaria nossa leitura para uma escala temporal nunca antes vista para a região amazônica, e nos contaria em detalhes sobre a capacidade de resistência e resiliência dos artrópodes à degradação de seus habitats. Estes novos desdobramentos também reforçariam nosso alerta global para o desaparecimento de espécies com características funcionais específicas, além de direcionar uma grande atenção para o maior remanescente de floresta tropical que ainda resiste, a Amazônia.

Referências

- Delhey, K. & Peters, A. 2016. Conservation implications of anthropogenic impacts on visual communication and camouflage. *Conservation Biology*, **31**, 30–39.
- Duarte, L. D. S., V. J. Debastiani, M. B. Carlucci, and J. A. F. Diniz-Filho. 2018. Analyzing community-weighted trait means across environmental gradients: should phylogeny stay or should it go? *Ecology*, **99**, 385–398.
- Moretti, M., A. T. C. Dias, F. de Bello, F. Altermatt, S. L. Chown, F. M. Azcárate, J. R. Bell, B. Fournier, M. Hedde, J. Hortal, S. Ibanez, E. Öckinger, J. P. Sousa, J. Ellers, and M. P. Berg. 2017. Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, **31**, 558–567.
- Pavoine, S., M. Baguette, V.M. Stevens, M.A. Leibold, C. Turlure, and M.B. Bonsall. 2015.

Life history traits, but not phylogeny, drive compositional patterns in a butterfly metacommunity. *Ecology*, **95**, 3304–3313.

Shahabuddin, G., and C. A. Ponte. 2005. Frugivorous butterfly species in tropical forest fragments: Correlates of vulnerability to extinction. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 1137–1152.